

tualité de l'existence d'un des processus de spéciation, la spéciation sympatrique, définie par MAYR en 1942. Depuis, de nombreux auteurs, en particulier GRANT (1958, 1963), THODAY & BOAM (1959), THODAY & GIBSON (1962), WHITE (1978), TEMPLETON (1981), ont discuté la possibilité d'apparition d'un groupe isolé reproductivement au sein d'une population, sans qu'il y ait d'isolement géographique. Cette question n'a pas encore reçu de réponse définitive car, comme le précise GRANT (1971), il n'y a jusqu'à maintenant aucune preuve biogéographique d'une spéciation primaire sympatrique ; elle demeure une possibilité qu'il faudrait démontrer par des exemples flagrants. Ces recherches ont été effectuées surtout chez les animaux, tandis que chez les végétaux seul un petit nombre de cas ont été signalés ; quelques exemples ont été rapportés par JEANMONOD (1984) qui a récemment synthétisé les idées actuellement en cours sur la spéciation.

Dans ce travail, nous présentons les caractéristiques écologiques, morphologiques et biologiques de cette espèce polymorphe, sa variabilité aux Petites Antilles, la méthodologie utilisée et les résultats déjà obtenus suggérant l'existence d'un processus de spéciation sympatrique.

## CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ESPÈCE

### I. CHOROLOGIE ET ÉCOLOGIE

*Utricularia alpina* Jacq. est une espèce répartie aux Antilles<sup>1</sup>, en Amérique du Sud et en Amérique Centrale (Bolivie, Pérou, Équateur, Colombie, Vénézuéla, Guyanes, Trinidad, Panama, Nicaragua). Aux Petites Antilles, elle se rencontre dans certaines îles volcaniques (Guadeloupe, Dominique, Martinique), entre 500 et 1300 m d'altitude, en forêt dense humide et jusque dans les formations arbustives altitudinales, milieux où les pluies sont abondantes (jusqu'à 10 m par an), la nébulosité importante, les vents parfois violents et la température relativement peu élevée.

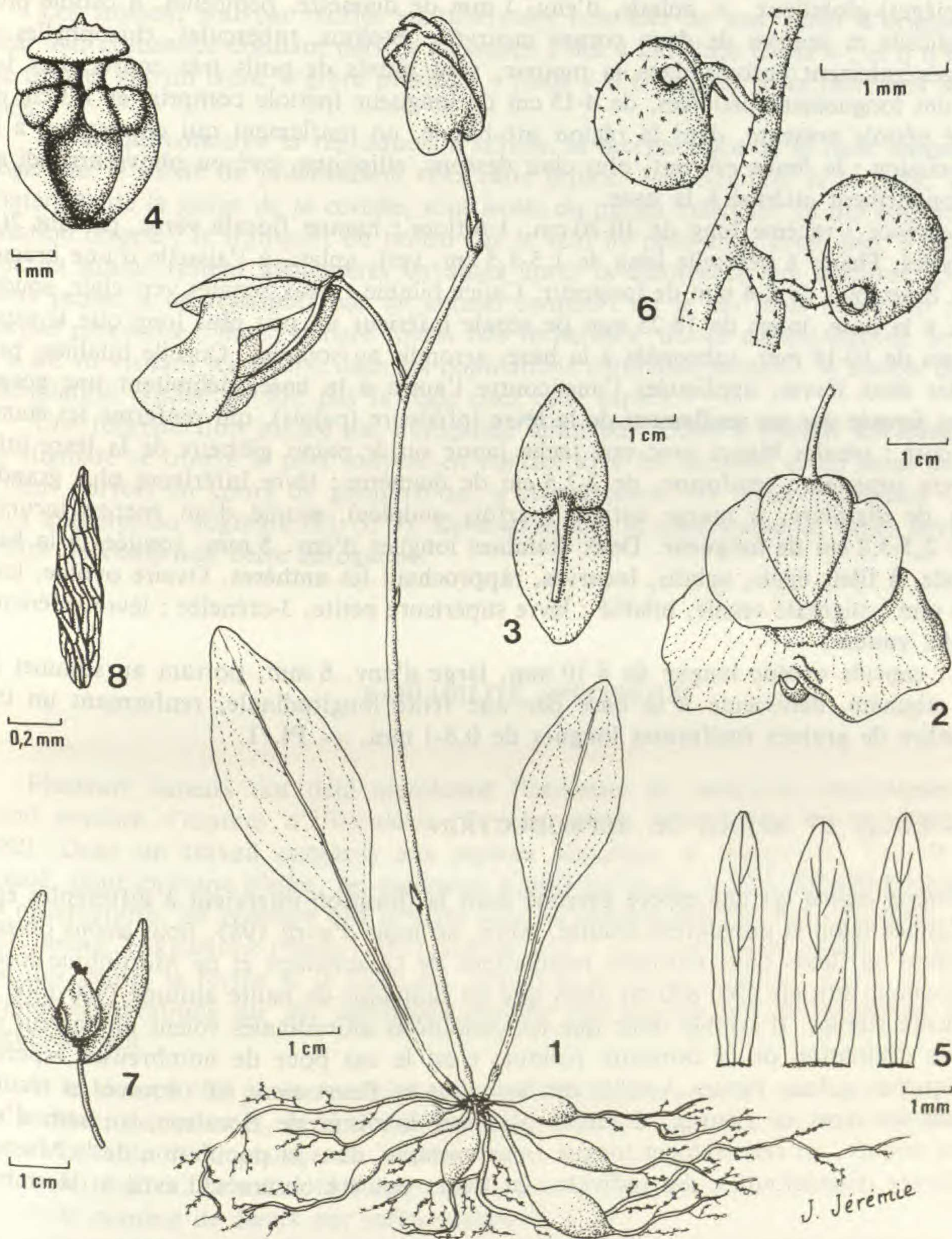
Cette espèce est généralement épiphyte (Pl. 2, 2), parfois rupicole et sur les talus, muscicole ou sphagnicole ; on la rencontre sur les troncs et les grosses branches des arbres moussus, surtout du côté le plus exposé à la lumière (les populations composées d'un nombre important d'individus ont souvent été trouvées dans des secteurs où la forêt présente des trouées, ainsi qu'au sommet des mornes et des pitons). *U. alpina* a aussi été observé (très rarement) dans des milieux terrestres marécageux (TAYLOR, 1967). L'espèce ne se trouve pas, uniformément répandue, sur de grandes surfaces.

### II. DESCRIPTION

Herbe pérenne de (8-)10-30(-35) cm de hauteur (inflorescence comprise). Stolons filiformes, ± charnus, partant de la base de l'inflorescence ; souvent renflés en tubercules blancs

1. Aux Petites Antilles, le genre *Utricularia* est représenté par trois espèces : *U. alpina* Jacq., *U. jamesoniana* Oliver (épiphyte et beaucoup plus petite que *U. alpina*) et *U. gibba* L. (herbe aquatique des mares et marécages).





Pl. 1. — *Utricularia alpina* Jacq. : 1, plante entière ; 2, fleur à l'anthèse ; 3, face externe des sépales écartés et mis à plat ; 4, étamines, ovaire et stigmate ; 5, bractée (au centre) et bractéoles ; 6, deux utricules portés par des rhizophylles ; 7, fruit entouré des sépales persistants ; 8, graine. (D'après plusieurs spécimens récoltés en Guadeloupe, à la Mamelle de Petit-Bourg).



ou verdâtres, ovoïdes, de 10-20 × 5-8 mm. Rhizophylles<sup>1</sup> ramifiés portant de nombreux utricules (pièges) globuleux, ± aplatis, d'env. 1 mm de diamètre, pédicellés, à ostiole proche du pédicelle et pourvu de deux cornes incurvées. Stolons, tubercules, rhizophylles et utricules, généralement enfouis dans la mousse, sont munis de poils très courts. Les 1-4 feuilles<sup>2</sup> sont longuement pétiolées, de 4-15 cm de longueur (pétiole compris) et 1-3 cm de largeur ; le pétiole présente, dans la région sub-basale, un renflement qui correspond à la zone d'abscission ; le limbe est vert, plus clair dessous, elliptique, ové ou obové arrondi au sommet, longuement atténué à la base.

Inflorescence : racème long de 10-20 cm, 1-6-flore ; hampe florale verte, portant 2(3) écailles stériles. Fleurs à pédicelle long de 1,5-3,5 cm, vert, aplati, à l'aisselle d'une bractée et de deux bractéoles de 2-6 mm de longueur. Calice bilabié : deux sépales vert clair, soudés tout à fait à la base, longs de 18-25 mm (le sépale inférieur un peu plus long que le supérieur), larges de 10-18 mm, subcordés à la base, arrondis au sommet. Corolle bilabée, personnée : les deux lèvres, appliquées l'une contre l'autre à la base, délimitent une gorge, entièrement fermée par un renflement de la lèvre inférieure (palais), qui renferme les étamines et l'ovaire ; pétales blancs avec une tache jaune sur le palais gibbeux de la lèvre inférieure ; lèvre supérieure réniforme, de 2-2,5 cm de diamètre ; lèvre inférieure plus grande, de 3-5 cm de diamètre, à marge entière (parfois ondulée), munie d'un éperon incurvé, subulé, de 2,5-3,2 cm de longueur. Deux étamines longues d'env. 5 mm, soudées à la base de la corolle, à filets épais, aplatis, incurvés, rapprochant les anthères. Ovaire ovoïde, long d'env. 4,5 mm ; stigmate sessile, bilabié : lèvre supérieure petite, 3-crénelée ; lèvre inférieure plus grande, entière.

Fruit : capsule ovoïde longue de 8-10 mm, large d'env. 6 mm, portant au sommet les restes du stigmate, déhiscente à la base par une fente longitudinale, renfermant un très grand nombre de graines fusiformes longues de 0,8-1 mm. — Pl. 1.

### III. PHÉNOLOGIE ET MODES DE REPRODUCTION

*Utricularia alpina* est une espèce pérenne dont la floraison intervient à différentes époques de l'année selon la population étudiée. Ainsi, au mois d'avril 1985, nous avons observé des spécimens en fleurs dans plusieurs populations de Guadeloupe et de Martinique localisées en moyenne altitude (500-800 m) alors que les individus de haute altitude (900-1300 m) étaient encore stériles. Il semble donc que les conditions altitudinales soient un facteur qui conditionne l'initiation de la floraison (comme c'est le cas pour de nombreuses espèces). Ceci expliquerait qu'aux Petites Antilles des individus en fleurs aient été observés et récoltés durant tous les mois de l'année, d'autant plus que la durée de floraison, au sein d'une population donnée, est relativement longue : par exemple, dans la population de la Mamelle de Petit-Bourg (Guadeloupe), des individus en fleurs ont été observés d'avril à décembre.

1. Terme défini par GOEBEL (1928) pour désigner les organes à allure de racines des Utriculaires (= « rhizoid » des auteurs anglo-saxons).

2. Certains auteurs comme MCINTYRE & CHRYSLER (1943) pensent que les organes photosynthétiques des *Utricularia* ne sont pas de véritables feuilles ; comme TAYLOR (1964), qui suit la terminologie de LLOYD (1942), nous les appelons « feuilles » car, par leur aspect et leur fonction, ils ne diffèrent pas des feuilles des autres Phanérogames.



*Utricularia alpina* se multiplie par voie végétative et par voie sexuée.

Les stolons, souvent renflés en tubercules non loin de leur point d'origine, poursuivent leur croissance donnant parfois naissance à des « individus frères » ; et il n'est pas rare de trouver sur un tronc d'arbre plusieurs « pieds » d'*U. alpina* reliés entre eux par des stolons.

En ce qui concerne la reproduction sexuée, la morphologie de la fleur amène à s'interroger sur le mode de pollinisation chez cette espèce. Les étamines et le pistil, enfermés à l'intérieur de la gorge de la corolle, sont isolés du milieu extérieur, ce qui empêche la pollinisation directe ; le transport du pollen par le vent ne peut donc avoir lieu, d'autant moins que les grains restent agglomérés en amas après la déhiscence des anthères. On pourrait alors penser à un transport par un animal comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces à corolle personnée ; mais, malgré toutes nos recherches, aucun animal (diurne ou nocturne) n'a été vu visitant les fleurs, dans les populations antillaises étudiées. Il semble donc que la fécondation croisée ne soit pas la règle chez cette espèce.

Une reproduction sexuée par autogamie serait par contre à retenir. La lèvre inférieure du stigmate se trouve le plus souvent en contact avec les anthères et un amas de grains de pollen, parfois en cours de germination, a fréquemment été observé joignant une ou les deux anthères au stigmate (Pl. 3, 3). Diverses études et expériences en cours devraient permettre de confirmer cette autogamie.

### VARIABILITÉ SPÉCIFIQUE

Plusieurs auteurs ont déjà mentionné l'existence de variations importantes chez un grand nombre d'espèces d'*Utricularia* (TAYLOR, 1964 ; FERNÁNDEZ-PÉREZ, 1964 ; TIXIER, 1982). Dans un travail consacré aux espèces africaines et malgaches, TAYLOR (1964) a signalé, pour chacune d'elles, les variations significatives et, si l'on considère l'ensemble de ces observations, on constate que presque tous les organes peuvent être concernés. A propos d'*U. alpina*, FERNÁNDEZ-PÉREZ (1964) indique que le polymorphisme atteint la taille, la couleur des fleurs, la forme et la taille des feuilles et le pétale inférieur (entier ou lobé). Nos propres observations sur des spécimens antillais ont montré que les variations affectaient essentiellement :

- le biotope : la plante est le plus souvent épiphyte, mais on peut aussi la trouver sur des rochers, des talus et, exceptionnellement, « ancrée » dans un sol marécageux ;
- la taille de la plante : la hauteur totale varie de 8 à 35 cm ;
- le nombre, la taille, la forme, la couleur et l'épaisseur des feuilles ;
- le nombre de fleurs par inflorescence (1 à 5) ;
- la couleur des sépales, des pédicelles et de la hampe florale (vert clair, vert jaunâtre, rose, rose brunâtre ou rouge sombre) ;
- la couleur de la corolle (blanche ou rosée) ;
- le nombre de lobes du pétale inférieur (1 à 4) ;
- la longueur des bractéoles par rapport à celle de la bractée ;



- le nombre d'écaillés stériles portées par la hampe florale (1 à 4) ;
- le nombre d'ouvertures des grains de pollen (5 à 7).

Ce polymorphisme est probablement à l'origine de la création d'un certain nombre d'espèces synonymes de *U. alpina*, en particulier *U. endresii* Reichb. f. (qui diffère de la forme typique de *U. alpina* par la couleur de la corolle) et *U. unifolia* Ruiz & Pavon.

### CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS ÉTUDIÉES

Dans tout ce travail, le mot « population » est employé dans son sens le plus usuel pour désigner un ensemble d'individus rattachés à un taxon donné se rencontrant dans la même localité. Nous avons étudié, pour l'analyse biométrique qui suit, quatre populations (trois de Guadeloupe, une de Martinique) et considéré six groupes d'individus (la population de la Savane aux Ananas est composée d'un groupe de plantes terrestres (Pl. 2, 1) et d'un groupe de plantes épiphytes ; des individus ont été prélevés dans la population de la Mamelle de Petit-Bourg à deux époques différentes de l'année) :

— Population de la Mamelle de Petit-Bourg (Guadeloupe, Les Mamelles) : altitude env. 710 m ; épiphyte ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales entiers, blancs. **Groupes 2 et 4.**



PL. 2. — *Utricularia alpina* Jacq. : 1, individus du groupe 3, installés en milieu terrestre marécageux à la Savane aux Ananas (Guadeloupe) ; 2, individu épiphyte photographié au Plateau Boucher (Martinique).





Pl. 3. — *Utricularia alpina* Jacq. : 1, spécimens en culture dans les serres du Muséum de Paris depuis 1981 ; à gauche, individus épiphytes ; à droite, individus terrestres en boutons ; 2, spécimens en culture depuis 1982 ; au premier plan, individus épiphytes ; au fond, individus terrestres ; 3, étamines (ét.), ovaire (ov.) et stigmate (st.) ; un amas de pollen (flèche blanche), libéré par les anthères, est en contact avec la lèvre inférieure du stigmate.



— Population de la Mamelle de Pigeon (Guadeloupe, Les Mamelles) : altitude env. 750 m ; épiphyte ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales entiers, blancs. **Groupe 5.**

— Population du Plateau Boucher (Martinique, Pitons du Carbet) : altitude env. 800 m ; épiphyte ; hampe florale vert clair ; pédicelles et sépales vert jaunâtre (rarement roses) ; pétales entiers, blancs (rarement blanc rosé). **Groupe 6.**

— Population de la Savane aux Ananas (Guadeloupe, Trace Victor Hugues) : altitude env. 1050 m. Constituée de deux groupes :

*a.* Plantes épiphytes sur arbustes ou petits arbres ; feuilles vertes, d'épaisseur moyenne ; axes de l'inflorescence et sépales vert clair ; pétales blancs, entiers. **Groupe 1.**

*b.* Plantes terrestres, en milieu marécageux ; feuilles vertes (souvent brun rougeâtre sur la marge) ou brun rougeâtre, très épaisses ; axes de l'inflorescence et sépales rouge brunâtre à rouge sombre ; pétales blanc rosé à roses, l'inférieur entier ou 2-4-lobé. **Groupe 3.**

C'est ce dernier groupe qui a attiré notre attention. Les individus qui le composent sont installés au fond d'une grande cuvette marécageuse, dans un sol argileux, sur une surface restreinte (30 × 10 m) mouillée presque en permanence (on enfonce de 10 à 20 cm dans cette pelouse), en compagnie de diverses herbacées de terre ferme ou de marécage d'altitude (*Juncus guadeloupensis*, *Eleocharis flavescens*, *Machaerina restioides*, *Lycopodium cernuum*, *L. clavatum*, *Sauvagesia erecta*, ...). Tout autour de cette pelouse marécageuse s'étend un fourré dense de 1-4 m de hauteur, constitué d'arbustes et de petits arbres rabougris (*Clusia mangle*, Palmiers, Mélastomatacées, ...) ainsi que de grandes herbacées (Broméliacées, Orchidées) émergeant d'un épais tapis de Sphaignes. Les espèces ligneuses de ce fourré portent un nombre parfois important de plantes épiphytes et, parmi elles, des *Utricularia alpina* du groupe 1.

Ainsi, les *Utricularia* du groupe 3 croissent dans un biotope restreint inclus dans l'aire de répartition du groupe 1. *Ces deux groupes sont donc sympatriques.*

Il est important de signaler que, dans cette localité, nous n'avons observé aucun individu épiphyte présentant les caractéristiques du groupe 3 et aucun individu terrestre présentant les caractéristiques du groupe 1.

## ANALYSE BIOMÉTRIQUE

### I. MÉTHODOLOGIE

Nous devons comparer des individus appartenant à des groupes différents. Le problème est double :

- Les groupes forment-ils un ensemble homogène (variabilité entre groupes) ?
- Les ressemblances sont-elles plus fortes entre individus d'un même groupe ou entre individus de groupes différents (variabilité entre individus dans chaque groupe) ?



Pour assurer aux techniques employées un maximum d'objectivité, nous excluons de l'analyse les caractères qui nous ont fait remarquer le groupe 3 : facteur édaphique, lobation des pétales, coloration des fleurs et de leurs axes d'inflorescence. Les seuls descripteurs retenus sont quantitatifs et tous du même ordre de grandeur pour l'ensemble des individus ; aucun n'est a priori déterminant pour distinguer l'un ou l'autre des groupes.

Nous nous limitons à un petit nombre de descripteurs (12) pour les raisons suivantes :

- Nous comparons peu de groupes (6).
- Les variables doivent être mesurées avec une précision suffisante.
- Pratiquement toutes les variables sont liées entre elles (même quand le coefficient de corrélation est proche de zéro, on sait bien que cela peut simplement signifier que la liaison n'est pas linéaire). L'introduction dans l'analyse d'une ( $n + 1$ )<sup>ème</sup> variable apporte donc de moins en moins de précisions quand  $n$  augmente.

— De manière générale, le problème du nombre nécessaire et suffisant de descripteurs n'a pas reçu de solution satisfaisante. Certains auteurs pensent que le maximum est le mieux (par ex. JEANMONOD & MASCHERPA, 1982, suivant SNEATH & SOKAL, 1973, pour qui 60 caractères constituent un ensemble minimum) ; d'autres auteurs opèrent un choix, après étude préliminaire, ne conservant qu'un nombre plus réduit de caractères (par ex. 57 pour AESCHIMANN, MASCHERPA & BOCQUET, 1981 ; 48 à 56 pour THORPE, 1980 ; 25 pour HAMON, ANTHONY & LE PIERRES, 1984). Des études comparatives ont montré qu'on obtient les mêmes résultats, que l'on prenne l'ensemble des caractères retenus ou seulement une partie correctement choisie (par ex. 25 caractères parmi 101 pour DAVIES & BORATYŃSKI, 1979).

Le nombre de descripteurs à prendre en compte dépend donc largement du problème posé et doit être déterminé empiriquement dans chaque cas.

## II. TECHNIQUES

Chaque plante étudiée a été soumise aux 12 mesures suivantes (le numéro sert à identifier le descripteur, l'unité de mesure est placée entre parenthèses) :

- Sur la plus longue feuille :
  - 1 : longueur, du sommet au renflement de la base du pétiole (cm) ;
  - 2 : largeur (cm) ;
  - 3 : épaisseur du limbe, dans le plan de la plus grande largeur, à 3 mm de la nervure médiane (unité de micromètre oculaire) ;
  - 4 : épaisseur au niveau de la nervure médiane, dans le plan de la plus grande largeur (unité de micromètre oculaire).
- Sur la hampe florale :
  - 5 : longueur, de la base à l'insertion de la première fleur (cm) ;
  - 6 : nombre d'écailles stériles.
- Sur la première fleur :
  - 7 : longueur de la bractée (mm) ;



- 8 : longueur des bractéoles (mm) ; dans de très rares cas, les deux bractéoles sont de longueurs légèrement inégales ; c'est alors la moyenne des mesures qui est retenue ;
- 9 : longueur du pédicelle (mm) ;
- 10 : longueur du sépale inférieur (mm) ;
- 11 : longueur du sépale supérieur (mm) ;
- 12 : longueur de l'éperon (mm).

Des unités de mesures différentes correspondent à des échelles de mesures différentes mais, pour chaque descripteur, toutes les mesures ont été effectuées de manière identique.

Nous utilisons plus particulièrement les techniques quantitatives suivantes :

### 1. *Classifications hiérarchiques ascendantes sur matrices de distance euclidienne usuelle.*

Deux algorithmes sont employés :

— Agrégation par perte d'inertie minimale qui, à chaque pas, regroupe les 2 individus provoquant une perte d'inertie du nuage minimale, donc en tenant compte de leur distance, mais aussi de leur poids (LEBART, MORINEAU & FÉNELON, 1979).

— Agrégation selon l'algorithme préconisé par LANCE & WILLIAMS, 1967, (cité par DAGET, 1979) ne tenant compte que des proximités : les points  $i$  et  $j$  sont regroupés s'ils sont les plus proches, et la distance de tout point  $k$  au nouvel élément  $(ij)$  est donnée par :  
$$d_{k,ij} = 0,625 (d_{k,i} + d_{k,j}) - 0,250 d_{i,j}.$$

La comparaison de deux techniques différentes est rendue souhaitable par la sensibilité des regroupements à l'algorithme utilisé.

### 2. *Analyse en composantes principales.*

Réalisée sur l'ensemble des variables centrées et réduites pour la rendre indépendante des échelles de mesure, elle permettra de juger l'homogénéité de l'ensemble des individus, vis-à-vis des caractères retenus. Nous vérifierons que, parmi ceux-ci, nous n'en n'avons pas introduit qui imposeraient la conclusion espérée, c'est-à-dire la divergence des individus du groupe 3. L'analyse en composantes principales est utilisée ici comme une précaution méthodologique.

### 3. *Analyse discriminante.*

Elle permet de juger l'originalité de chacun des groupes. Cette technique s'impose d'elle-même dès lors que les variables sont quantitatives. Son but est précisément de rechercher les plans de projection dans lesquels la variabilité entre groupes est maximum et la variabilité dans chaque groupe minimum (ROMEDER, 1973).

Toutes ces techniques descriptives sont classiques et largement utilisées en taxonomie numérique. De nombreux ouvrages les exposent, notamment celui de SNEATH & SOKAL (1973). Pour notre part, outre ceux déjà cités, nous avons puisé dans les manuels de



LEGENDRE & LEGENDRE (1979), BOUROCHE & SAPORTA (1980), FOUCART (1982) et DE LAGARDE (1983).

D'autres techniques d'ordination pouvaient être employées ici, comme l'analyse en coordonnées principales (GOWER, 1966, cité par LEGENDRE & LEGENDRE, 1979) ou l'analyse factorielle des correspondances (BENZECRI, 1973). Nous ne les avons pas retenues car leur intérêt principal réside dans la possibilité de traiter des données issues de descripteurs hétérogènes, ce qui n'est pas le cas dans notre étude.

Enfin, le nombre d'individus récoltés est faible dans chaque groupe (de 6 à 11) car il n'est pas souhaitable de trop perturber les stations (et particulièrement celle du groupe 3) et, nous le verrons par la suite, ces effectifs sont suffisants pour déterminer les caractéristiques moyennes de chaque groupe et la variabilité intra groupes.

On trouvera en annexe l'ensemble des mesures effectuées sur les 53 individus analysés et pour les 12 variables considérées.

### III. RÉSULTATS

#### 1. ÉTUDE DES INDIVIDUS MOYENS

##### a) Distance entre groupes

Les valeurs moyennes des 12 variables, dans chaque groupe (Tableau 1) définissent un individu moyen, représentatif du groupe considéré. Soient  $i$  et  $j$  les indices des groupes et  $k$  l'indice des variables ; on définit la distance entre groupes  $i$  et  $j$  par la relation :

$$D_{ij}^2 = \sum_k (x_{ik} - x_{jk})^2$$

TABLEAU 1 : Valeurs moyennes des 12 variables étudiées pour les cinq groupes de plantes épiphytes et le groupe terrestre (groupe 3), et moyennes générales obtenues après pondération par le nombre d'individus de chaque groupe.

VARIABLE	VALEUR MOYENNE (par groupe)						MOYENNE GÉNÉRALE
	1	2	3	4	5	6	
1	6,92	7,43	5,41	8,15	8,65	6,60	7,15
2	1,55	1,84	1,45	2,01	2,28	2,00	1,81
3	20,40	21,00	27,10	21,91	21,50	22,75	22,48
4	23,90	24,45	33,10	25,45	25,08	25,50	26,30
5	10,47	10,28	9,18	9,68	10,18	10,17	9,96
6	2,60	2,50	3,20	2,27	2,17	2,50	2,57
7	4,67	3,24	4,38	3,21	3,75	4,57	3,93
8	4,94	3,72	3,73	3,81	4,20	5,18	4,19
9	19,50	21,30	16,20	20,14	21,67	18,83	19,52
10	21,90	22,25	19,95	23,64	22,92	24,33	22,35
11	20,10	19,50	17,10	20,27	20,17	20,58	19,52
12	26,00	27,90	27,30	30,36	29,83	27,33	28,09



La matrice des distances (Tableau 2) est soumise aux 2 procédures de classement exposées plus haut. Les résultats sont donnés sous forme de dendrogrammes (Pl. 4) qui fournissent sensiblement les mêmes indications ; on reconnaît en effet 2 ensembles :

- les groupes 1, 2, 4, 5 et 6 ;
- le groupe 3.

Les groupes 2 et 4 appartiennent à la même population observée à 2 moments différents. La distance entre ces groupes est donc une estimation de la variabilité à l'intérieur d'une population. On constate alors que la variabilité entre les groupes 1, 2, 5 et 6, appartenant à des populations différentes, est du même ordre de grandeur que la variabilité dans la population des groupes 2 et 4.

TABLEAU 2 : Matrice des distances euclidiennes usuelles entre points moyens de chaque groupe.

1	0						
2	3,45	0					
3	12,6	12,5	0				
4	5,74	3,56	12,0	0			
5	5,31	2,77	12,8	2,11	0		
6	4,11	4,55	10,9	4,31	4,92	0	

TABLEAU 3 : Effectifs dans chaque groupe des plantes présentant des valeurs positives ou négatives pour les index taxonomiques I et J (explications dans le texte).

N.B. Un individu du groupe 1 n'est pas pris en compte, les longueurs de ses bractée et bractéoles n'étant pas connues.

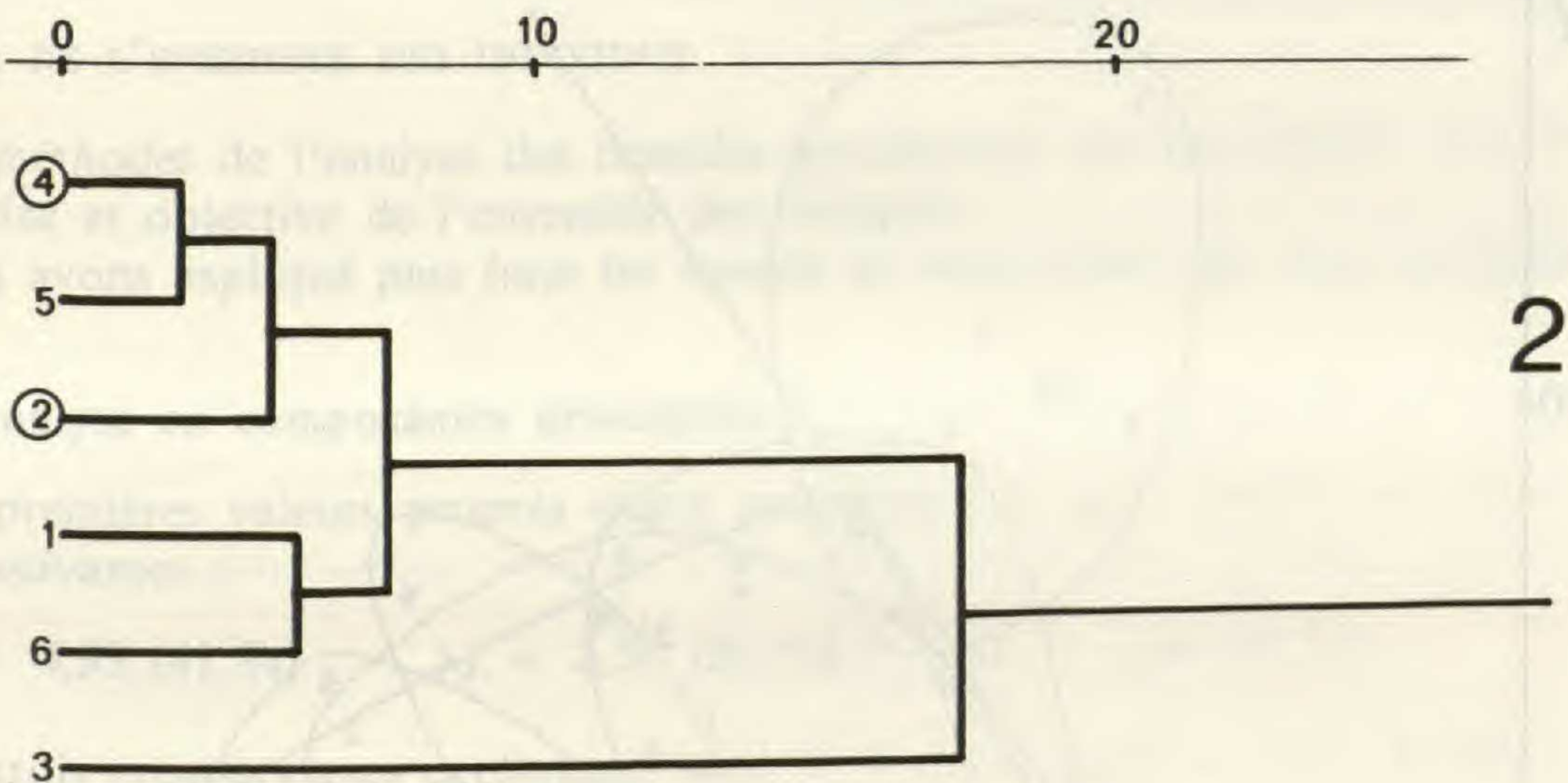
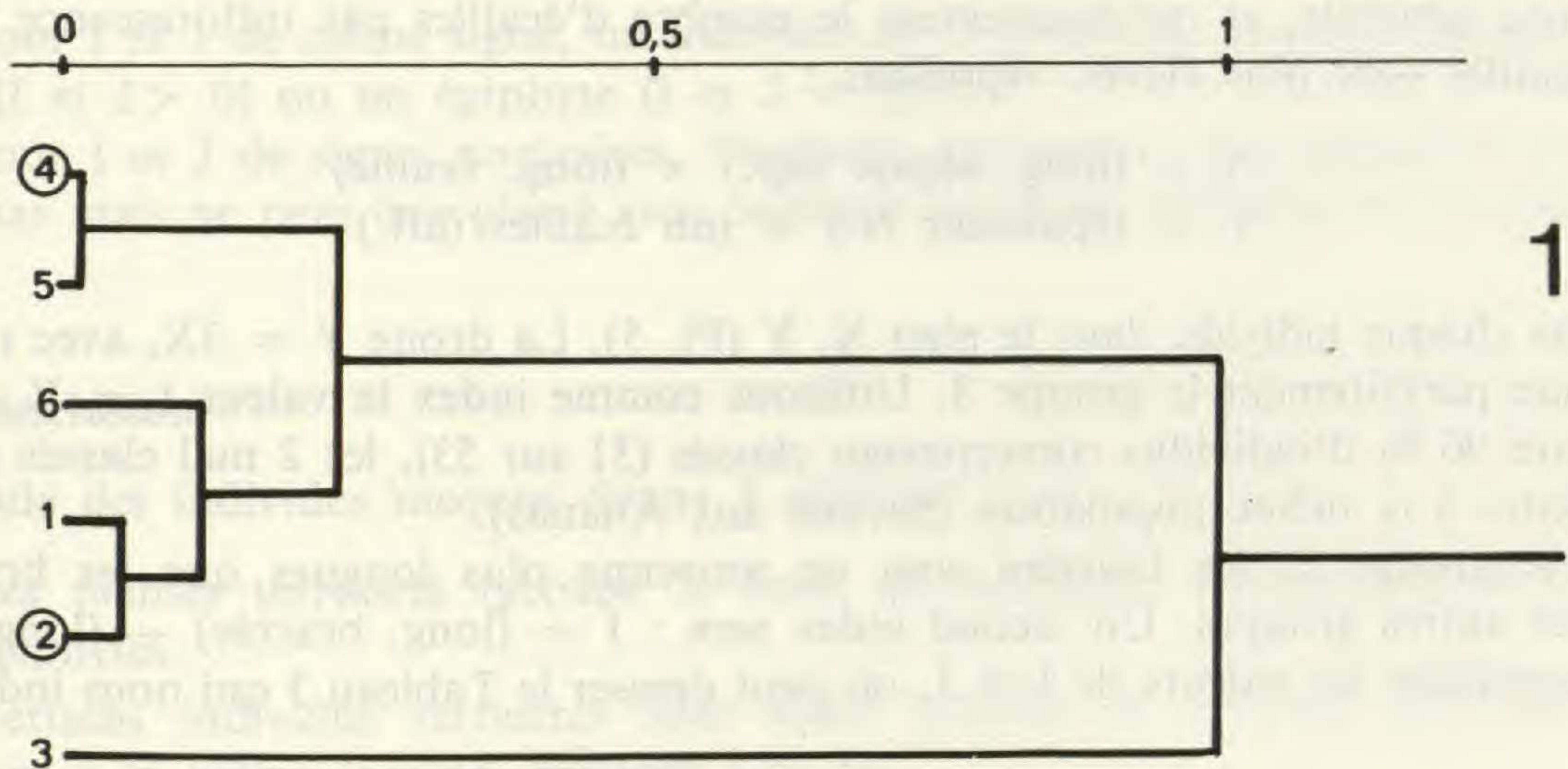
GROUPES	INDEX				Total
	I et J > 0	I > 0 et J ≤ 0	I ≤ 0 et J > 0	I et J < 0	

1			1	7	9
2			1	10	10
3	7	2	1	11	11
4				6	6
5				6	6
6				6	6

Une légère différence apparaît cependant selon la procédure de classement :

Planche 4, fig. 1 : les 5 groupes 1, 2, 4, 5 et 6 doivent être réunis en un seul ensemble homogène ;





Pl. 4. — **Classification hiérarchique des groupes** (les deux groupes appartenant à la population de la Mamelle de Petit-Bourg sont cerclés) : 1, agrégation par perte d'inertie minimale ; 2, agrégation selon  $d_{k,u} = 0,625(d_{k,i} + d_{k,j}) - 0,250d_{i,j}$ .

Planche 4, fig. 2 : deux sous-ensembles doivent être distingués : les groupes 2, 4 et 5 (stations des Mamelles) et les groupes 1 et 6 (Savane aux Ananas et Plateau Boucher).

Mais, dans les 2 cas, le groupe 3 se compose de plantes très différentes de l'ensemble des autres. La simple lecture de la matrice des distances (Tableau 2) laissait présager ce résultat : l'ordre de grandeur des distances est différent avec ou sans le groupe 3.

### b) Index taxonomique

On peut trouver des critères distinctifs des plantes du groupe 3 par la lecture du tableau des valeurs moyennes (Tableau 1). On note par exemple que, pour ces plantes, la longueur moyenne du sépale supérieur ainsi que la longueur de la plus grande feuille sont inférieures



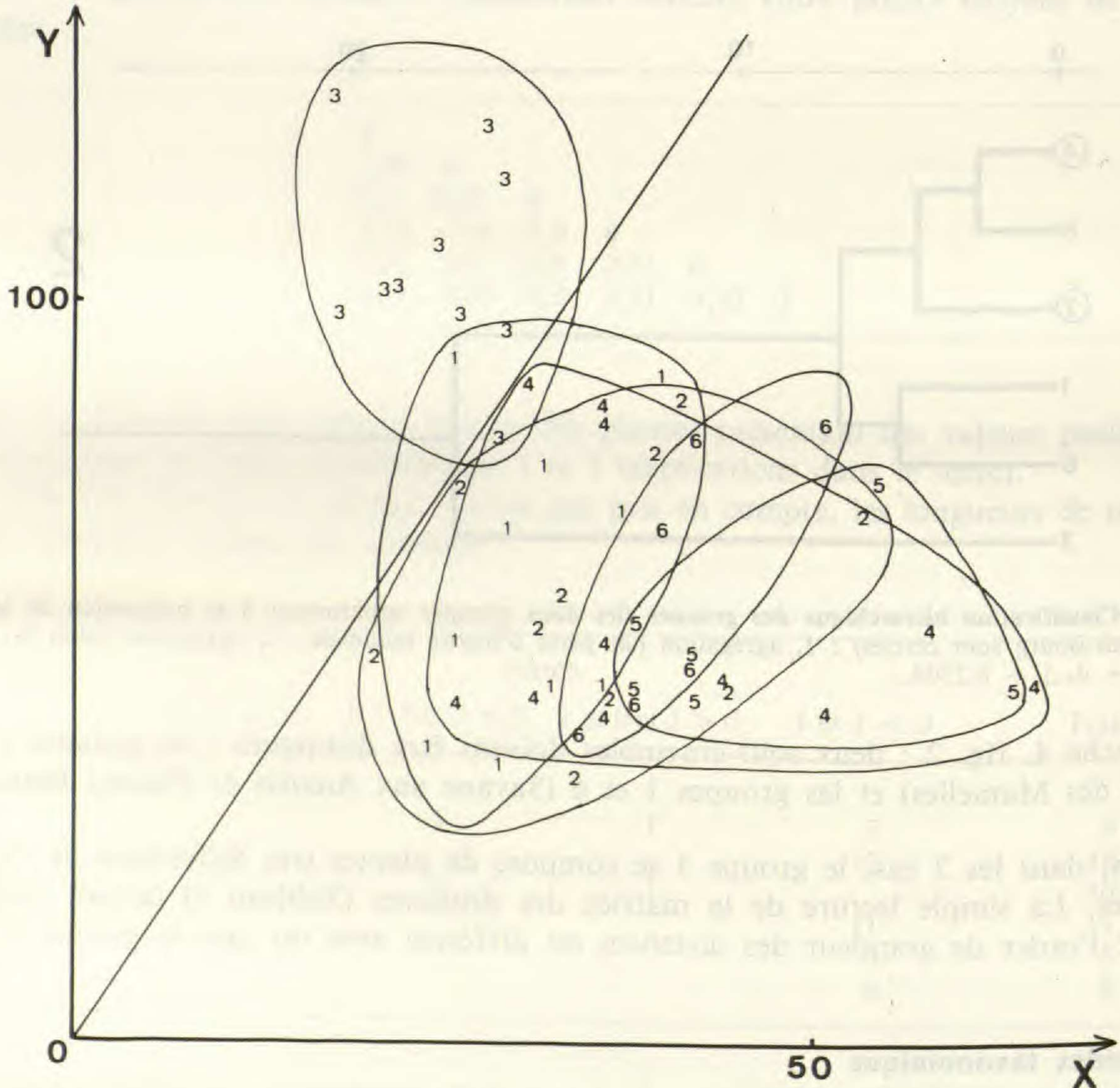
à la moyenne générale, et qu'inversement le nombre d'écaïlles par inflorescence et l'épaisseur des feuilles sont plus élevés. Appelons :

$$X = (\text{long. sépale sup.}) \times (\text{long. feuille})$$

$$Y = (\text{épaisseur } N_1) \times (\text{nb écaïlles/infl.})$$

Plaçons chaque individu dans le plan X, Y (Pl. 5). La droite  $Y = 3X$ , avec nos unités, isole presque parfaitement le groupe 3. Utilisons comme index la valeur  $I = Y - 3X$ . Ce critère assure 96 % d'individus correctement classés (51 sur 53), les 2 mal classés appartiennent d'ailleurs à la même population (Savane aux Ananas).

Dans le groupe 3, les bractées sont en moyenne plus longues que les bractéoles à l'inverse des autres groupes. Un second index sera :  $J = (\text{long. bractée}) - (\text{long. bractéoles})$ . En combinant les valeurs de I et J, on peut dresser le Tableau 3 qui nous indique que :



Pl. 5. — Position de chaque plante dans le plan ;  $X = (\text{long. sépale supérieur}) \times (\text{long. feuille})$  ;  $Y = (\text{épaisseur } N_1) \times (\text{nombre d'écaïlles/inflorescence})$ .



— pour I et J de même signe, un individu est, à coup sûr, reconnu comme une plante terrestre (I et J > 0) ou un épiphyte (I et J < 0) ;

— pour I et J de signes contraires, l'individu appartient à la population de la Savane aux Ananas mais ne peut être classé avec certitude parmi les épiphytes ou les plantes terrestres.

### c) Conclusion

L'étude des individus moyens donne 2 résultats :

— Les plantes terrestres (groupe 3) sont, en moyenne, sensiblement différentes des plantes épiphytes.

— Certains individus terrestres sont assez proches de certains individus épiphytes appartenant à la même localité (groupes 1 et 3).

## 2. ÉTUDE DE L'ENSEMBLE DES INDIVIDUS

Les méthodes de l'analyse des données garantissent une description, à la fois synthétique, précise et objective de l'ensemble des résultats.

Nous avons expliqué plus haut les raisons de notre choix des deux méthodes suivantes.

### a) Analyse en composantes principales

Les premières valeurs propres (entre parenthèses la part d'inertie qui leur est associée) sont les suivantes :

$$\lambda_1 = 4,93 (41 \text{ } \%) ; \quad \lambda_2 = 2,37 (20 \text{ } \%) ; \quad \lambda_3 = 1,68 (14 \text{ } \%).$$

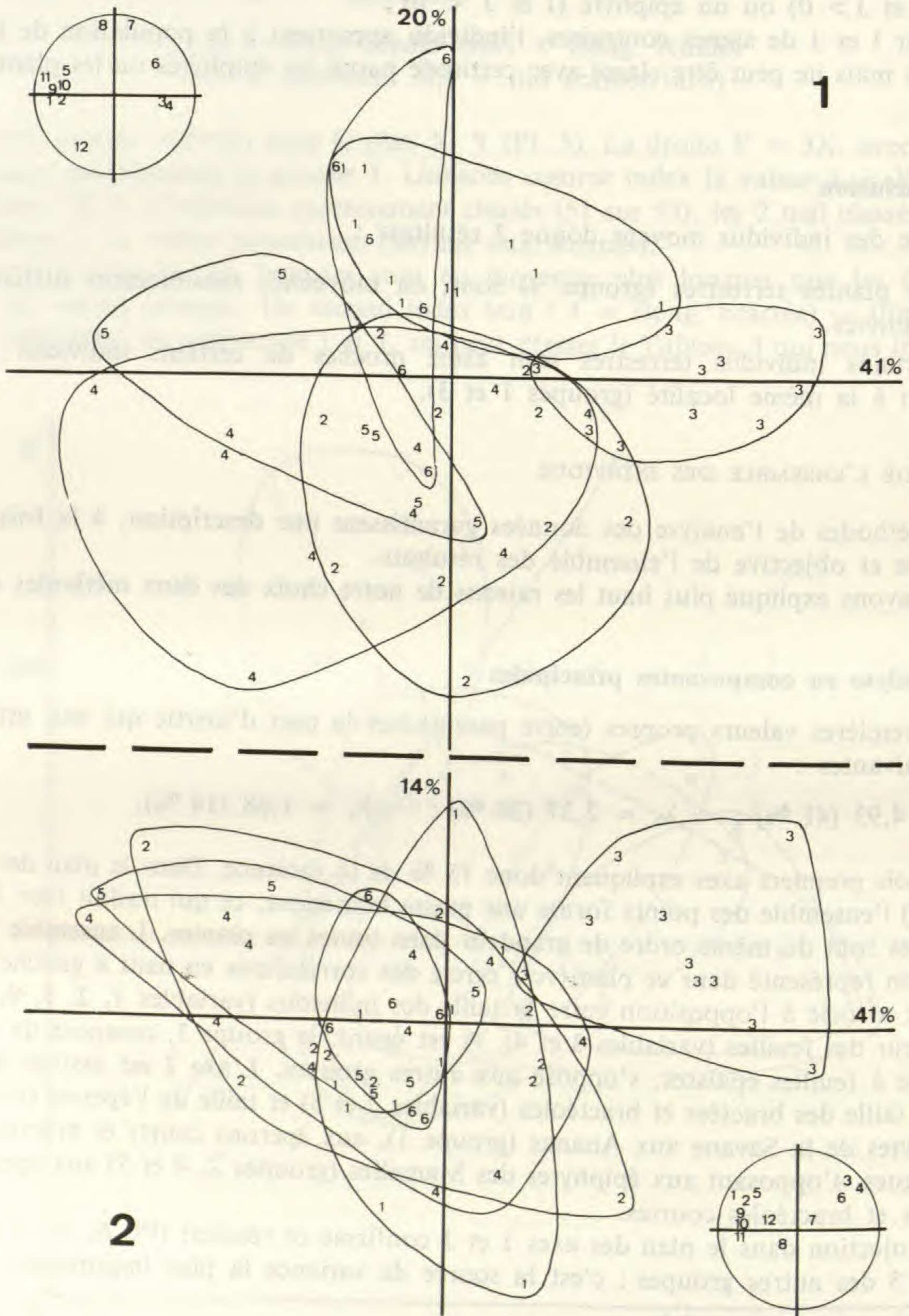
Les trois premiers axes expliquent donc 75 % de la variance. Dans le plan des axes 1 et 2 (Pl. 6, 1) l'ensemble des points forme une masse homogène, ce qui traduit bien le fait que les variables sont du même ordre de grandeur dans toutes les plantes. L'ensemble des variables est bien représenté dans ce plan (voir cercle des corrélations en haut à gauche). L'axe 1 est surtout associé à l'opposition entre la taille des individus (variables 1, 2, 5, 9, 10 et 11) et l'épaisseur des feuilles (variables 3 et 4). A cet égard, le groupe 3, composé de plantes de petite taille à feuilles épaisses, s'oppose aux autres groupes. L'axe 2 est associé à l'opposition entre taille des bractées et bractéoles (variables 7 et 8) et taille de l'éperon (variable 12). Les épiphytes de la Savane aux Ananas (groupe 1), aux éperons courts et bractées et bractéoles longues, s'opposent aux épiphytes des Mamelles (groupes 2, 4 et 5) aux éperons longs et bractées et bractéoles courtes.

La projection dans le plan des axes 1 et 3 confirme ce résultat (Pl. 6, 2) : l'axe 1 isole le groupe 3 des autres groupes ; c'est la source de variance la plus importante.

### b) Analyses discriminantes

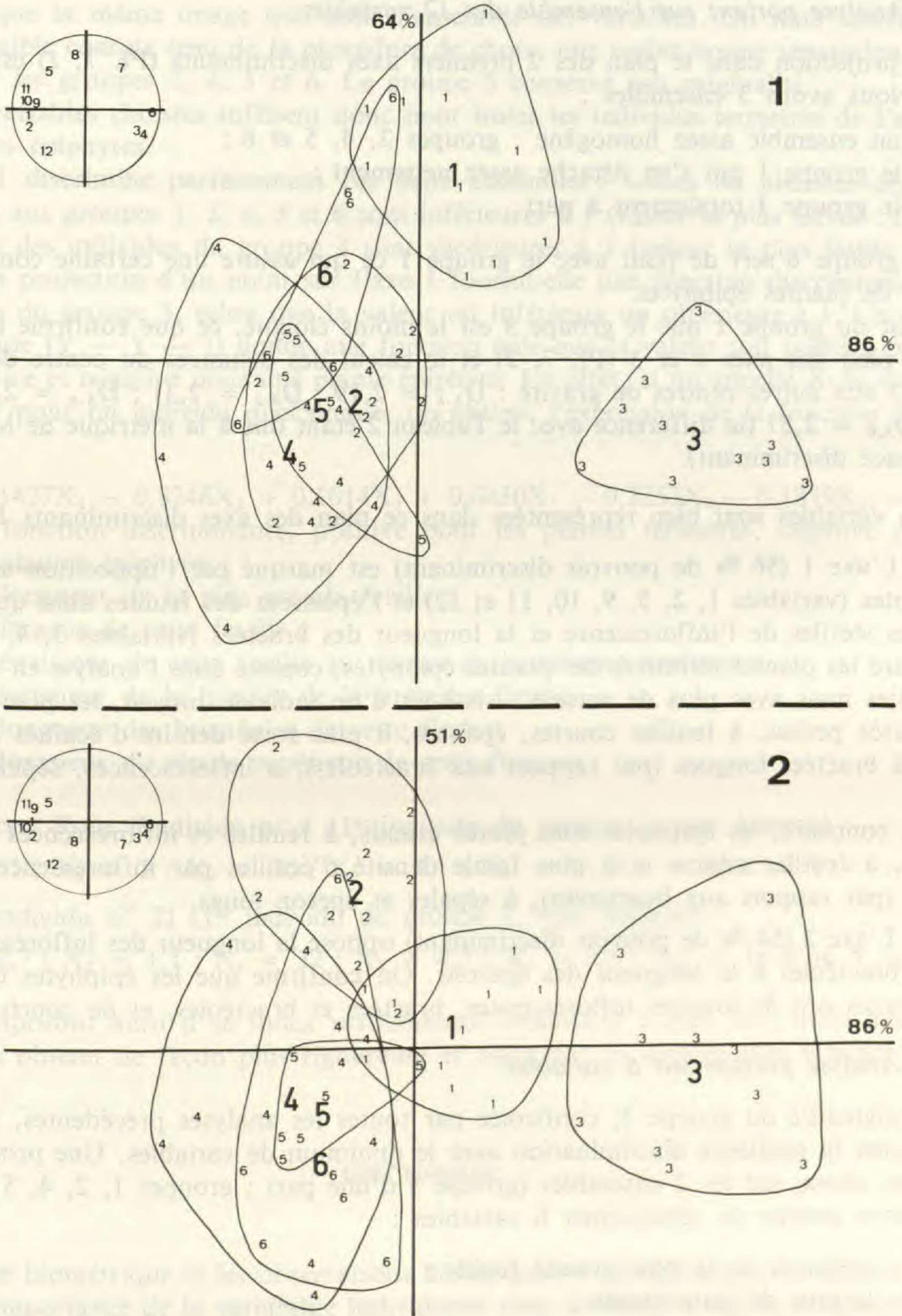
Nous en réaliserons 2 : la première sur l'ensemble des variables, la seconde avec un nombre réduit, mais choisi de telle sorte que les résultats ne soient pas, ou peu, modifiés.





Pl. 6. — Analyse en composantes principales ; position des plantes et cercles des corrélations : 1, plan des axes 1 et 2 ; 2, plan des axes 1 et 3.





Pl. 7. — Analyse discriminante sur l'ensemble des 12 variables ; position des plantes et cercles des corrélations : 1, plan des axes 1 et 2 ; 2, plan des axes 1 et 3. (Les chiffres de grande taille indiquent l'emplacement des centres de gravité).



### 1. Analyse portant sur l'ensemble des 12 variables

La projection dans le plan des 2 premiers axes discriminants (Pl. 7, 1) est tout à fait claire. Nous avons 3 ensembles :

- un ensemble assez homogène : groupes 2, 4, 5 et 6 ;
- le groupe 1 qui s'en détache assez nettement ;
- le groupe 3 totalement à part.

Le groupe 6 sert de pont avec le groupe 1 ce qui assure une certaine continuité entre groupes de plantes épiphytes.

C'est du groupe 1 que le groupe 3 est le moins éloigné, ce que confirme la projection dans le plan des axes 1 et 3 (Pl. 7, 2) et le calcul des distances du centre de gravité du groupe 3 aux autres centres de gravité :  $D_{3,1} = 2,19$  ;  $D_{3,2} = 2,31$  ;  $D_{3,4} = 2,41$  ;  $D_{3,5} = 2,33$  ;  $D_{3,6} = 2,57$  (la différence avec le Tableau 2 étant due à la métrique de MAHALANOBIS de l'espace discriminant).

Les variables sont bien représentées dans ce plan des axes discriminants 1 et 2 :

— L'axe 1 (86 % de pouvoir discriminant) est marqué par l'opposition entre la taille des plantes (variables 1, 2, 5, 9, 10, 11 et 12) et l'épaisseur des feuilles ainsi que le nombre d'écaillés stériles de l'inflorescence et la longueur des bractées (variables 3, 4, 6 et 7). Cet axe sépare les plantes terrestres des plantes épiphytes, comme dans l'analyse en composantes principales mais avec plus de netteté : vis-à-vis d'un individu moyen, les plantes terrestres sont plutôt petites, à feuilles courtes, épaisses, à plus forte densité d'écaillés par inflorescence, à bractées longues (par rapport aux bractéoles), à inflorescences, sépales et éperon courts.

Au contraire, les épiphytes sont plutôt grands, à feuilles et inflorescences relativement longues, à feuilles minces et à plus faible densité d'écaillés par inflorescence, à bractées courtes (par rapport aux bractéoles), à sépales et éperon longs.

— L'axe 2 (64 % de pouvoir discriminant) oppose la longueur des inflorescences, bractées et bractéoles à la longueur des éperons. On confirme que les épiphytes de la Savane aux Ananas ont de longues inflorescences, bractées et bractéoles, et de courts éperons.

### 2. Analyse portant sur 6 variables

L'originalité du groupe 3, confirmée par toutes les analyses précédentes, nous impose de chercher la meilleure discrimination avec le minimum de variables. Une procédure pas à pas, avec choix, sur les 2 ensembles (groupe 3 d'une part ; groupes 1, 2, 4, 5 et 6 d'autre part), nous permet de sélectionner 6 variables :

- 1 : longueur de la plus grande feuille ;
- 2 : largeur de cette feuille ;
- 4 : épaisseur de la nervure médiane de cette feuille ;
- 7 : longueur de la bractée de la première fleur ;
- 8 : longueur des bractéoles de cette fleur ;
- 11 : longueur du sépale supérieur de cette fleur.



La projection dans les plans des axes discriminants 1 et 2 (Pl. 8, 1) ou 1 et 3 (Pl. 8, 2) donne presque la même image que pour l'ensemble des variables. On note seulement, et c'était prévisible compte tenu de la procédure de choix, une moins bonne séparation entre le groupe 1 et les groupes 2, 4, 5 et 6. Le groupe 3 conserve son originalité.

Les 6 variables choisies suffisent donc pour isoler les individus terrestres de l'ensemble des individus épiphytes.

L'axe 1 discrimine parfaitement ces deux ensembles ; toutes les abscisses des points appartenant aux groupes 1, 2, 4, 5 et 6 sont inférieures à 1 (valeur la plus élevée : 0,677) et toutes celles des individus du groupe 3 sont supérieures à 1 (valeur la plus faible : 1,11).

Ainsi la projection d'un point sur l'axe 1 fournit-elle une fonction discriminante pour les individus du groupe 3, selon que la valeur est inférieure ou supérieure à 1. Un déplacement d'origine ( $Y \rightarrow Y - 1$ ) donne une fonction telle que la valeur soit positive pour une plante terrestre et négative pour une plante épiphyte. En effet, si on appelle  $X_i$  la mesure de la variable  $i$  pour un individu quelconque, on obtient l'expression de la fonction discriminante  $Y$  :

$$Y = 0,1427X_1 - 0,8746X_2 + 0,1014X_4 + 0,6430X_7 - 0,3253X_8 - 0,1879X_{11} - 0,6023$$

où  $Y$  = fonction discriminante, positive pour les plantes terrestres, négative pour les plantes épiphytes ;

$X_1$  = longueur de la plus grande feuille ;

$X_2$  = largeur de cette feuille ;

$X_4$  = épaisseur de cette feuille au niveau de la nervure médiane ;

$X_7$  = longueur de la bractée de la première fleur ;

$X_8$  = longueur des bractéoles de cette fleur ;

$X_{11}$  = longueur du sépale supérieur de cette fleur.

Exemples : Pour l'individu n° 1 (1<sup>er</sup> individu du groupe 1, voir Annexe) :

$$X_1 = 7,1 ; X_2 = 2 ; X_4 = 30 ; X_7 = 4,5 ; X_8 = 5 ; X_{11} = 20 \text{ d'où } Y = - 0,786.$$

Pour l'individu n° 21 (1<sup>er</sup> individu du groupe 3, voir Annexe) :

$$X_1 = 2,7 ; X_2 = 1,1 ; X_4 = 32 ; X_7 = 4,5 ; X_8 = 3,5 ; X_{11} = 16 \text{ d'où } Y = 0,816.$$

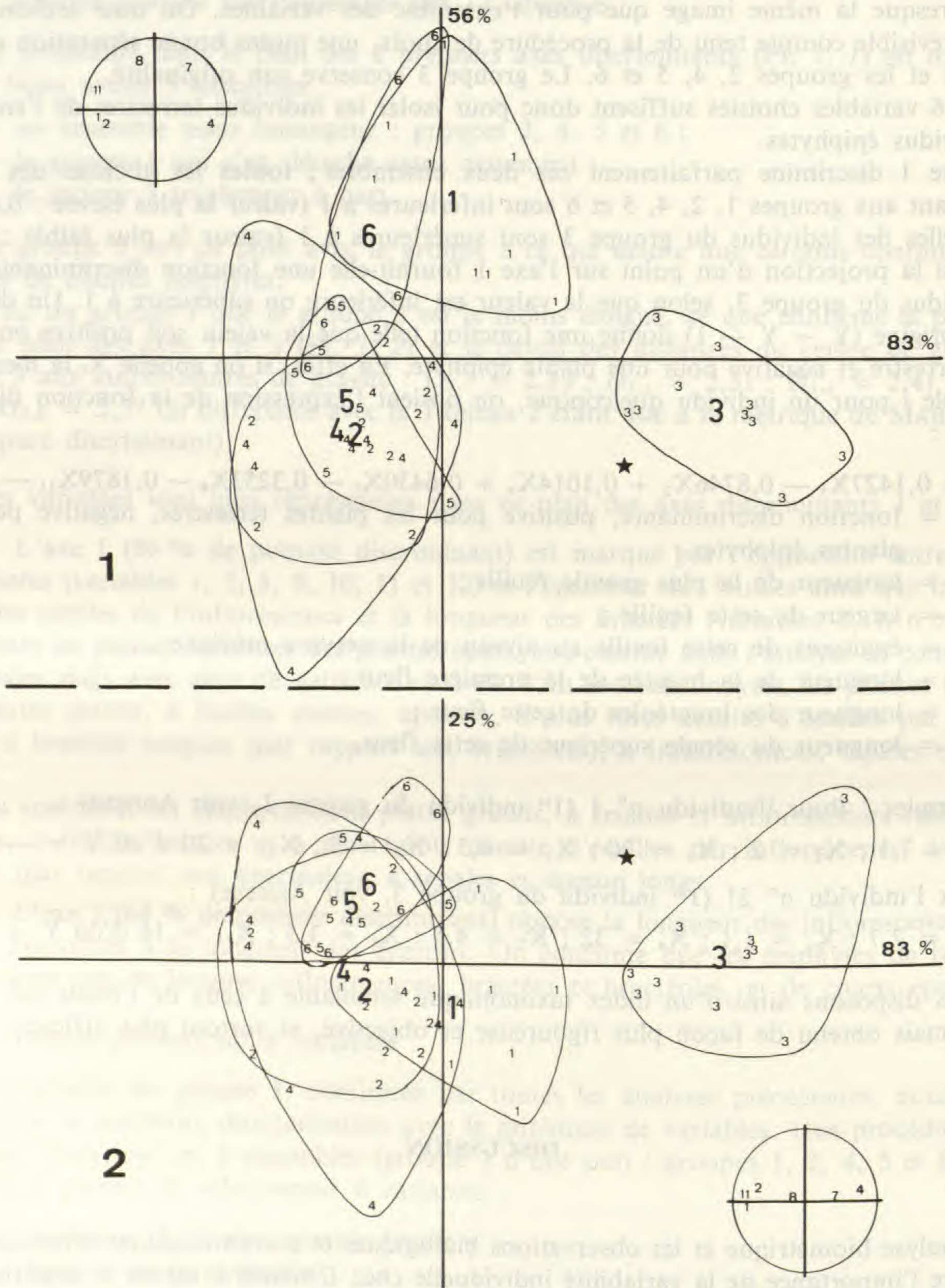
Nous disposons ainsi d'un index taxonomique semblable à ceux de l'étude des points moyens mais obtenu de façon plus rigoureuse et objective, et surtout plus efficace.

## DISCUSSION

L'analyse biométrique et les observations biologiques et morphologiques effectuées font apparaître l'importance de la variabilité individuelle chez *Utricularia alpina* et apportent des éléments à ajouter aux travaux antérieurs traitant des processus de la spéciation.

Nous avons énuméré les principaux caractères affectés par des variations importantes, mettant ainsi en évidence l'ampleur du polymorphisme chez cette espèce. La variabilité est





Pl. 8. — Analyse discriminante sur 6 variables ; position des plantes et cercles des corrélations : 1, plan des axes 1 et 2 ; 2, plan des axes 1 et 3. (Les chiffres de plus grande taille indiquent l'emplacement des centres de gravité). Les étoiles indiquent les positions d'un individu moyen terrestre (population du groupe 3) cultivé en serres depuis 3 ans.



relativement forte au sein d'une même population, comme on peut s'en rendre compte en se référant aux résultats obtenus pour les groupes 2 et 4 (même population ; deux séries d'analyses effectuées à 8 mois d'intervalle) ; cette variabilité est du même ordre de grandeur que celle trouvée entre plantes épiphytes de populations différentes. Malgré tout, l'analyse biométrique montre bien que la totalité des populations épiphytes étudiées constitue un ensemble assez homogène.

Par contre, l'analyse discriminante montre que le groupe d'individus terrestres se distingue de tous les groupes de plantes épiphytes analysés, y compris celui de la même population (Savane aux Ananas). Cette distinction est encore plus marquée si l'on tient compte des caractères non quantitatifs qui n'ont pas été utilisés pour l'analyse biométrique (nature du substrat et couleur des inflorescences).

Malgré cela, les différences morphologiques et biologiques relevées ne sont pas, dans l'état actuel de nos recherches, suffisamment importantes pour inciter à une modification du statut taxonomique de ce groupe de plantes terrestres ; la création d'un nouveau taxon nomenclatural (même infraspécifique) n'est pas souhaitable pour l'instant.

La présence, dans la même population, de deux groupes d'individus proches morphologiquement et vivant dans deux habitats différents (épiphyte ou terrestre) nous a fait penser à la formation d'un nouveau taxon. Les conditions dans lesquelles se trouvent ces deux groupes (1 et 3) d'*Utricularia* permettent en effet de suggérer que nous sommes bien dans le cadre d'une spéciation sympatrique écologique (voir JEANMONOD, 1984) car :

— Il y a très probablement eu une différenciation sur place à partir d'une unique population. La localité (Savane aux Ananas) se situe au cœur du massif forestier de la Basse-Terre, à 3 heures de marche de la plus proche habitation, sur la Trace Victor Hugues, au fond de la Savane aux Ananas. Cette piste n'est fréquentée que par les forestiers qui entretiennent la forêt domaniale et les marcheurs chevronnés. Un tel isolement ne permet pas de présumer d'une introduction accidentelle ; d'autre part, le fait que ces individus soient assez proches des plantes du groupe 1 (ancêtre présumé) est un indice de sa provenance.

— Les différences morphologiques observées ne sont pas seulement des variations d'origine écologiques comme c'est souvent le cas pour d'autres espèces ; en effet, les individus des groupes 1 et 3, cultivés côte-à-côte dans les serres du Muséum de Paris, dans des conditions édaphiques identiques, ont un comportement différent qui se maintient depuis quatre années : les plantes terrestres manifestent une croissance et une capacité de multiplication (végétative et sexuée) bien plus importantes que les plantes épiphytes (Pl. 3, 3) et elles conservent leurs particularités morphologiques<sup>1</sup>. Il y a assurément une adaptation au milieu terrestre marécageux mais aussi une dissimilitude génétique. On ne peut donc pas simplement parler d'un élargissement de la niche écologique de l'espèce comme c'est le cas chez d'autres *Utricularia* (*U. striatula*, par exemple ; KILLIAN, 1953).

1. Une estimation moyenne portant sur 3 feuilles et 2 fleurs de plantes terrestres, cultivées en serre depuis 4 ans, les seules ayant fleuri, donne les valeurs suivantes :  $X_1 = 14,3$  ;  $X_2 = 2,95$  ;  $X_4 = 28,83$  ;  $X_7 = 4,65$  ;  $X_8 = 4$  et  $X_{11} = 18$ . La fonction discriminante vaut  $Y = 0,09$ , ce qui place cet échantillon parmi les plantes terrestres (voir également la Pl. 8).



Un certain nombre d'analyses complémentaires restent encore à faire : études cytologiques (nombres chromosomiques), biologiques (reproduction), chimiques, morphologiques (comparaison avec des plantes en culture).

Pour conclure, nous pouvons tout de même résumer les arguments en faveur d'un processus de spéciation sympatrique :

1. L'occupation d'un nouveau biotope : le groupe 3 est installé dans un milieu terrestre marécageux, alors que le groupe parental est épiphyte.

2. L'isolement reproductif : de fortes présomptions existent en faveur de l'autogamie (fleur à corolle personnée ; absence d'animaux pollinisateurs ; anthères et lèvre inférieure du stigmate en contact ; pollen libéré en masse). D'autre part, nous n'avons jamais observé d'individus intermédiaires entre les groupes 1 et 3 (épiphytes à phénotypes terrestres ou inversement).

3. Le fait que depuis sa découverte (1980) le groupe de plantes terrestres se soit maintenu dans le même état : il semble donc bien adapté au nouveau biotope. Il est maintenant nécessaire qu'il demeure dans ces conditions suffisamment longtemps pour que le processus de la spéciation se poursuive.

REMERCIEMENTS : La majeure partie du travail de terrain qui a permis cette étude a été effectuée lors des missions pluridisciplinaires « Muséum-Antilles » auxquelles l'un de nous (J. J.) a pris part et il remercie ici, pour l'aide fréquemment apportée, tous ceux qui y ont participé (en particulier Jean-Paul MAURIÈS et Jean-Marc THIBAUD qui l'ont, à plusieurs reprises, accompagné à la Savane aux Ananas). Nous tenons également à remercier Gérard AYMOUNIN, Gérard CUSSET et Aline RAYNAL-ROQUES qui ont accepté de lire et corriger le manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- AESCHIMANN, D., MASCHERPA, J. M. & BOCQUET, G., 1981. — Étude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. *Méthodologie. Candollea* 36 : 379-396.
- BENZECRI, J. P., 1973. — *L'analyse des données*. Tome 1 : *La taxinomie*, 616 p. ; Tome 2 : *L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 p.
- BOUROCHE, J. M. & SAPORTA, G., 1980. — *L'analyse des données*. Que sais-je, P.U.F., Paris, 128 p.
- DAGET, J., 1979. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 p.
- DAVIES, R. G. & BORATYŃSKY, K. L., 1979. — Character selection in relation to the numerical taxonomy of some male Diaspididae (Homoptera : Coccoidea). *Biol. J. of the linnean Soc.* 12 : 95-165.
- DE LAGARDE, J., 1983. — *Initiation à l'analyse des données*. Dunod, Paris, 158 p.
- FERNÁNDEZ-PÉREZ, A., 1964. — Plantas Insectívoras, I : Lentibulariáceas de Colombia y Perú. *Caldasia* 9 (41) : 5-79.
- FOUCART, T., 1982. — *Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs*. Masson, Paris, 245 p.
- GOEBEL, K., 1928. — *Organographie der Pflanzen* 1 : 126-132. Fisher, Jena.



- GOWER, J. C., 1966. — Some distances properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53 : 325-338.
- GRANT, V., 1958. — The regulation of recombination in plants. *Gold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.* 23 : 337-363.
- GRANT, V., 1963. — *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.
- GRANT, V., 1971. — *Plants Speciation*. Columbia University Press, New York et London, 435 p.
- HAMON, S., ANTHONY, F. & LE PIERRES, D., 1984. — La variabilité génétique des Caféiers spontanés de la section Mozambicoffea A. Chev. I. Précisions sur deux espèces affines : *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 207-223.
- JEANMONOD, D., 1984. — La spéciation : aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39 : 151-194.
- JEANMONOD, D. & MASCHERPA, J. M., 1982. — Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. Méthodologie. *Candollea* 37 : 497-523.
- KILLIAN, C., 1953. — Contribution à l'étude de la biologie de quelques *Utricularia* tropicaux. *Bull. IFAN* 15 : 72-82.
- LANCE, G. N. & WILLIAMS, W. T., 1967. — A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Computer J.* 9 : 373-380.
- LEBART, L., MORINEAU, A. & FÉNELON, J. P., 1979. — *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, Paris, 513 p.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979. — *Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques*, 197 p. ; 2. *La structure des données écologiques*, Masson, Paris, 247 p.
- LLOYD, F. E., 1942. — *The Carnivorous Plants* : 213-270.
- MAYR, E., 1942. — *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- MCINTYRE, W. G. & CHRYSLER, M. A., 1943. — The morphological nature of the photosynthetic organs of *Orchyllium endresii* as indicated by their vascular structure. *Bull. Torrey Bot. Club* 70 : 252-260.
- ROMEDER, J. M., 1973. — *Méthodes et programmes d'analyse discriminante*. Dunod, Paris, 274 p.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. — *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco, 573 p.
- TAYLOR, P., 1964. — The genus *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) in Africa (south of the Sahara) and Madagascar. *Kew Bulletin* 18 (1) : 1-245.
- TAYLOR, P., 1967. — Lentibulariaceae. In *Botany of the Guyana Highland — Part VII. Mem. New York Bot. Garden* 17 (1) : 201-228.
- TEMPLETON, A. R., 1981. — Mechanism of speciation. A population genetic approach. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12 : 23-48.
- THODAY, J. M. & BOAM, T. M., 1959. — Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. *Heredity* 13 : 205-218.
- THODAY, J. M. & GIBSON, J. B., 1962. — Isolation by disruptive selection. *Nature* 193 : 1164-1166.
- THORPE, R. S., 1980. — A comparative study of ordination techniques in numerical taxonomy in relation to racial variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biol. J. of the linnean Soc.* 13 : 7-40.
- TIXIER, P., 1982. — *Utricularia stellaris* L. f. dans les environs de Niamey (République du Niger) : variabilité et adaptation écologique. In SYMOENS, J. J., HOOPER, S. S. & COMPÈRE, P., *Studies on Aquatic Vascular Plants* : 49-55. Published by the Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.
- WHITE, M. J. D., 1978. — *Modes of speciation*. Freeman & Co., San Francisco, 455 p.



ANNEXE

Mesures effectuées sur les 53 plantes (lignes) pour les 12 variables (colonnes)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
GROUPE 1												
1	7,1	2	27	30	9,3	3	4,5	5	22	22	20	24
2	8,8	1,55	18	24	13,6	2	5	6	18	22	21	26
3	5,1	1,4	26	31	9,2	3	4	4,5	15	20,5	18,5	24
4	6,4	1,45	17	19	8,7	2	(4,67)	(4,94)	23	22	20	26
5	6,8	1,6	23	26	10,2	3	4,5	4,5	22	23	20	27
6	8,2	1,55	18	23	11,3	3	4,5	4,5	19	21	19	27
7	7	1,75	20	24	10,6	2	4	5	19	22	20,5	26
8	7,4	1,7	22	24	11,8	3	5	5,5	21	24	22	26
9	4,1	1,25	17	20	6,8	2	5	5	17	21	19	25
10	8,3	1,25	16	18	13,2	3	5,5	4,5	19	21,5	21	29
GROUPE 2												
11	7,4	1,8	20	24	10,5	2	2	3	24	23	20	30
12	13,5	2,55	19	24	14,1	3	3,5	4	32	23	21	29
13	9,1	1,8	16	18	12,4	2	4	4	29	22,5	19	29
14	5,2	1,4	22	25	9,1	3	3,5	3,7	15	23	19	28
15	8,8	1,65	17	20	10,7	3	3,8	4	21	22	20	26
16	6,8	2,2	22	26,5	9,7	3	3,5	4	18	20	18	25
17	6	1,65	25	28	8,8	2	2,7	3	16	21	19	27
18	7,2	2,1	21	24	10,5	2	3,2	4	22	24	21	28
19	6,95	2,1	25	29	11,4	3	3,2	4	21	23	19,5	29
20	3,3	1,1	23	26	5,6	2	3	3,5	15	21	18,5	28
GROUPE 3												
21	2,7	1,1	22	32	5,5	4	4,5	3,5	19	19	16	23
22	4,55	1,3	27	34	9,9	3	4	4,5	14	19	17	27
23	3,45	1	30	33	9	3	4,5	3,8	17	22	18	27
24	4	1,4	28	36	8,1	3	4,2	4	16	21	18	29
25	6,7	1,55	27	31	9,1	4	5	3,5	15	21	18	27
26	3,7	1,25	26	34	7,5	3	4,5	3,5	14	19	17	28
27	5,5	1,95	33	39	9,2	3	4,8	4	15	18	15	27
28	7,4	1,95	26	32	9,9	3	3,8	4	19	20	17	29
29	8,7	1,55	29	33	12,2	3	4	3	15	20	17	28
30	7,4	1,6	23	27	11,4	3	4,5	3,5	18	20,5	18	28
GROUPE 4												
31	7,9	1,8	24	28	9,9	3	3,5	3,7	20	24	20	31
32	8,9	1,3	20	23	10,5	2	2,5	3,5	24	23	20	33
33	5,8	1,45	28	30	10	3	3,4	4	18	25	21	28
34	4,7	1,75	20	22	7,9	2	4	5,1	15,5	23	20,5	28
35	9,8	2,65	24	28	10,5	2	4	4	23	26	22	32
36	11,3	2,2	22	24	10,9	2	1,6	2,2	24	23,5	20	33



37	10,7	2,5	19	22	11	2	3,1	4	20	25	20,5	30
38	5,2	1,85	24	29	7,8	3	3	4	15	21	19,5	26
39	6,7	1,75	18	23	7,2	2	3,3	3,5	11	21	18	32
40	11,8	3	19	24	11,8	2	3,9	4	28,5	26	22,5	30
41	6,9	1,9	23	27	9	2	3	3,9	22,5	22,5	19	31
GROUPE 5												
42	7,2	2,1	24	28,5	10,1	2	3,3	3,6	17	21	18	31
43	8,5	2,2	19	23	9,2	2	3,7	4,1	21	22	19	29
44	9,8	2,6	23	25	12,5	3	4,5	5	26	23	21	29
45	6,1	1,8	22	24	8,6	2	3,8	4,2	20	24	21	31
46	13,2	2,9	20	24	13,3	2	4	4,6	27	25	22	29
47	7,1	2,1	21	26	7,4	2	3,2	3,7	19	22,5	20	30
GROUPE 6												
48	7	1,9	20	23	10,5	2	3,8	4,5	18	22	20	24
49	6,4	2	26	29	10,1	2	3,7	4,9	16	26	21	29
50	5	1,7	21	23	6,9	2	3,6	4,1	18	24	20	31
51	7,3	1,9	20,5	23	11,5	3	5,5	6	23	24	21	29
52	5,9	2	24	27	10,8	3	6	6,5	17	25	21	24
53	8	2,5	25	28	11,2	3	4,8	5,1	21	25	20,5	27

N.B. Les valeurs des variables 7 et 8 (longueurs bractée et bractéoles) de l'individu 4, étant manquantes, ont été remplacées par les valeurs moyennes de ces variables dans le groupe 1 (valeurs entre parenthèses).



